

# Selección de lugares de descanso por la Garza Real *Ardea cinerea* durante el periodo no reproductor en el río Ebro (Navarra, N de España)

J. M. LEKUONA

Selection of resting habitat by the Grey Heron *Ardea cinerea* during the non-breeding season along the River Ebro in Navarre (northern Spain)

*The age-structure of the wintering population, the effects of water level and some environmental variables on the distribution of birds, and the use and selection of resting habitats by Grey Herons Ardea cinerea were studied along the River Ebro (northern Spain) during the non-breeding season. Six different habitats were used by birds: river; gravel banks; marsh vegetation; riparian woodland; groynes; and sheer banks. The wintering population was mainly composed of young herons from September to October and from March to April, while adults predominated from November to February. Total number of Grey Herons peaked twice throughout the study period, apparently because of pre- and post-breeding migratory movements. Seasonal changes in the use and selection of habitats were found. The most frequently used sites were: between September and October, gravel banks and riparian woodland; from November to January, sheer banks and riparian woodland; and from February to April, sheer banks. Gravel banks were positively selected as resting sites by herons from September to October, as were sheer banks from November to April. Overall, the river itself was negatively selected. Wind speed seems to influence both the distribution of herons and the resting-habitat selection along the Ebro.*

Key words: Grey Heron, *Ardea cinerea*, census, habitat selection, river, wintering season.

Jesus M. Lekuona, c/Virgen del Puy, 5, 7° D, E-31011, Pamplona, Navarra, Spain

e-mail: jmlekuona@wanadoo.es

Rebut: 24.02.99; Acceptat: 21.05.99

## INTRODUCCIÓN

La Garza Real *Ardea cinerea* es una especie de amplia distribución (Cramp & Simmons 1977), con una importante presencia en la Península Ibérica (Fernández-Cruz 1975, Fernández-Cruz et al 1992).

Se han realizado numerosos estudios sobre el periodo reproductor de la especie (p. ej. Marion 1980, Lekuona & Campos 1995, Campos & Fernández-Cruz 1991). Sin embargo se ha estudiado poco el periodo de invernada tanto en medios interiores (Birkhead 1973, Lekuona & Campos 1997a), como en zonas litorales (Cook 1978). Además, actualmente no hay en la bibliografía trabajos sobre el uso y la selección del hábitat por parte de esta especie.

Los objetivos de este trabajo son: 1) estudiar el uso y selección del hábitat de la Garza Real durante su invernada, y 2) analizar la influencia de los factores ambientales en la distribución de aves en los posaderos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Entre septiembre de 1993 y abril de 1994 se realizaron censos semanales ( $n=31$ ) desde un vehículo a baja velocidad (20 km/h) (para evitar asustar a las garzas y que modificaran su conducta) siguiendo un camino paralelo al río Ebro con una longitud de 20 km, entre las localidades de San Adrián y Sartaguda (Navarra 42°20'N, 1°45'E, norte de España). En el tramo estudiado existe un importante dormidero de Garza Real localizado en un soto fluvial (Lekuona & Campos 1997a). Todos los censos se hicieron a la misma hora (de 15:00 a 16:30 h), para evitar errores debidos a las diferencias horarias en la presencia de aves en la zona (Birkhead 1973).

En cada censo se anotaron los siguientes datos: 1) número de garzas presentes

en el río, 2) su edad distinguiendo entre jóvenes y adultos según los criterios de Cramp & Simmons (1977), 3) el hábitat donde se encontraban posadas mientras se realizaba el censo y 4) el nivel del agua medido en un punto fijo de la orilla del río usando una barra metálica graduada. Se distinguieron 6 hábitats: cauce (cuando la garza estaba posada en medio del río), gravera (orillas pedregosas con cantos rodados), soto (bosques de ribera), vegetación palustre (principalmente carrizo *Phragmites australis* y cañas *Arundo donax*), escolleras (grandes bloques de piedras colocados en las orillas para evitar las avenidas del río) y cortados (talud abrupto en la orilla del río). Se han distinguido dos tipos de cortados: protegidos y no protegidos, teniendo en cuenta su orientación respecto a los vientos dominantes y la presencia o ausencia de entrantes y/o salientes rocosos. La superficie ocupada por cada hábitat se obtuvo empleando los mapas 1:50.000 del Servicio Cartográfico del Ejército. Los datos meteorológicos usados, relativos a pluviosidad, humedad relativa, velocidad media del viento, racha máxima y temperatura (máxima, mínima y media) se obtuvieron de la estación meteorológica de Sartaguda. También se tomaron valores de temperatura y velocidad del viento en cada uno de los hábitats mediante un termómetro y un anemómetro portátiles. Los ocho meses de estudio se dividieron en tres periodos: septiembre-octubre, noviembre-enero y febrero-abril.

Los datos obtenidos se han tratado como paramétricos en base a los resultados de los test de normalidad Kolmogorov-Smirnov. Para la comparación de más de dos muestras se ha utilizado la prueba de análisis de la varianza. El test  $\chi^2$  se utilizó para comparar frecuencias, con la corrección de Yates cuando fue necesaria (Sokal & Rohlf 1979). También se ha empleado el coeficiente  $r$  de Pearson. El estudio de la selección del hábitat se ha realizado me-

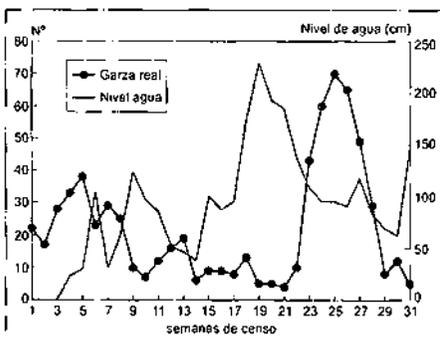
dante dos de los índices más utilizados en la literatura, el índice de Savage (1931) con la modificación de Manly *et al.* (1993) y el índice de Ivlev (1961). El índice de Savage varía entre cero (selección negativa máxima) e infinito (selección positiva), siendo el 1 el valor central de la no selección. Por el contrario el de Ivlev, varía entre -1 (selección negativa) y +1 (selección positiva), siendo 0 el valor central de la no selección. Para este último índice hemos considerado que los valores -0,50 y +0,50 son límites conservadores (Atienza 1994) que permiten definir si se produce la selección o no.

## RESULTADOS

El nivel del agua varió durante el periodo de estudio, siendo máximo en enero debido a las riadas ocasionadas por las fuertes lluvias (Fig. 1). El número de garzas censadas en el tramo estudiado presentó dos máximos (paso postnupcial en octubre: 39 aves y paso prenupcial en fe-

Fig. 1. Nivel del agua (en cm) y número de garzas presentes en el río Ebro durante las 31 semanas de censo invernal realizado en 1993-94.

Fig. 1. Water level (cm) and number of herons along the River Ebro during the 31 weeks of wintering censuses in 1993-94.



brero: 72 garzas) que no coincidieron en el tiempo con los niveles más altos del cauce. El número de adultos no estuvo correlacionado con el nivel del cauce ( $r=0,291$ ,  $p>0,05$ ,  $n=31$ ), pero sí el de jóvenes ( $r=0,637$ ,  $p<0,001$ ,  $n=31$ ). En el último censo realizado (segunda semana de abril) no se observaron garzas en el tramo de río estudiado.

En cuanto a la estructura de edades, durante el paso postnupcial los jóvenes fueron mayoritarios, mientras que durante el invierno y el paso prenupcial los adultos fueron la clase de edad dominante (Fig. 2).

A lo largo de los censos los ejemplares adultos presentes en el tramo del río Ebro estuvieron correlacionados negativamente con la temperatura mínima ( $r=-0,391$ ,  $p<0,01$ ,  $n=31$ ), mientras que los jóvenes lo estuvieron positivamente con la temperatura (media, máxima y mínima) ( $r=0,666$ ,  $r=0,666$ , y  $r=0,561$ ,  $p<0,001$ ,  $n=31$ , respectivamente) y negativamente con la humedad relativa ( $r=-0,533$ ,  $p<0,01$ ,  $n=31$ ).

En el conjunto de los tres periodos la Garza Real descansó principalmente en los cortados y en los árboles de los sotos próximos al río Ebro, mientras que la escollera fue el posadero menos empleado ( $\chi^2=153,9$ , 8gl,  $p<0,001$ ). Se detectaron diferencias en la selección del hábitat según el periodo: durante septiembre-octubre hubo significativamente más garzas posadas en los sotos que en cualquiera de los otros hábitats ( $\chi^2=55,7$ , 5gl,  $p<0,001$ , Tabla 1) mientras que en los otros dos periodos (noviembre a abril) las aves descansaron principalmente en los cortados ( $\chi^2=93,3$ , 1gl,  $p<0,001$  y  $\chi^2=538,3$ , 1gl,  $p<0,001$ , respectivamente).

Según el índice de Ivlev (Tabla 2) la Garza Real seleccionó positivamente las graveras durante septiembre-octubre y los cortados de noviembre a abril. Mientras que el cauce fue seleccionado negativamente en los tres periodos y durante fe-

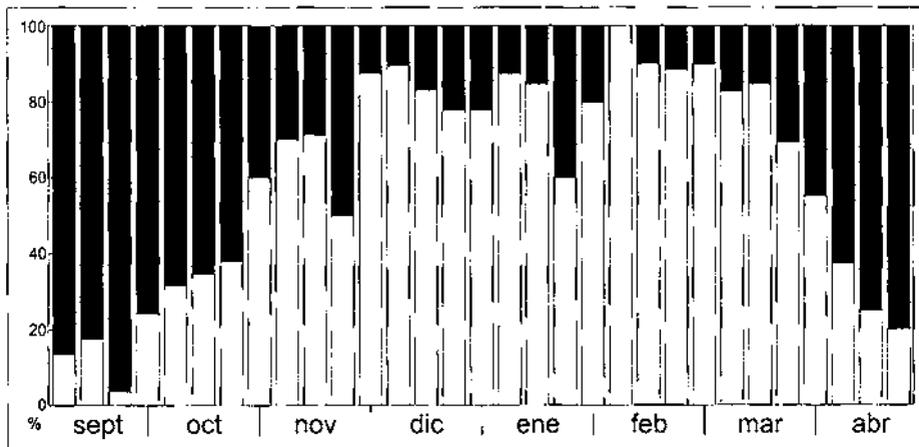


Fig. 2. Estructura por edades (en porcentajes) de la población de Garza Real presente en los censos realizados en el río Ebro en 1993-94: Adultos (blanco) y jóvenes (negro). Periodos de estudio: septiembre-octubre, noviembre-enero, febrero-abril.

Fig. 2. Age-structure (in percentage) of the Grey Heron population along the River Ebro in winter 1993-94: adults (white) and immature birds (black). Study periods: Sept-Oct, Nov-Jan, Febr-Apr.

brero-abril también fueron seleccionadas negativamente la vegetación palustre, las escolleras y las graveras.

El índice de Savage mostró resultados idénticos en cuanto a los hábitats seleccionados positivamente en los distintos periodos y también al mostrar que el cauce era seleccionado negativamente en los tres periodos, si bien según este índice, a diferencia del anterior, durante noviembre-enero también eran seleccionadas negativamente las graveras (Tabla 2, Fig. 3).

Así pues, el índice de Ivlev (empleando límites conservadores) y el de Savage (con su correspondiente modificación) han presentado un alto grado de coincidencia (78% de los 18 índices de selección obtenidos), aunque únicamente el índice de Savage permite una interpretación estadística de los datos, lo que le hace mucho más fiable.

La velocidad media del viento en los cortados protegidos, en la vegetación pa-

lustre y en los sotos arbolados, durante los tres periodos fue siempre inferior a la registrada en los otros hábitats. En los cortados protegidos la temperatura media fue superior y la velocidad del viento inferior respecto a los cortados no protegidos (ANOVA,  $F_{2,253}=323,6$ ,  $p<0,001$  y  $F_{2,252}=56,2$ ,  $p<0,001$ , respectivamente).

## DISCUSIÓN

Se han observado cambios importantes en el uso de los diferentes hábitats de descanso a lo largo del periodo de estudio. Durante septiembre-octubre, con un nivel de agua bajo, las aves utilizaron como posaderos los sotos y las graveras próximas al río. Sin embargo, al avanzar el invierno la utilización de éstos como zonas de reposo se redujo posiblemente debido al aumento en el nivel del cauce, favore-

Periodo	Mes		Tipo de hábitat					Total	
			G	C	V	S	E		R
Septiembre - Octubre	Sep.	n	28	5	9	31	6	18	97
		%	28,9	5,1	9,3	31,9	6,2	18,6	100
	Oct.	n	21	26	8	25	3	4	87
		%	24,1	29,9	9,2	28,7	3,4	4,6	100
<b>Total Periodo</b>		n	49	31	17	56	9	22	184
		%	26,6	16,8	9,2	30,4	5,0	12,0	100
Noviembre - Enero	Nov.	n	3	24	8	18	2	5	60
		%	5,0	40,0	13,3	30,0	3,3	8,3	100
	Dic.	n	2	10	6	6	1	1	26
		%	7,7	38,5	23,1	23,1	3,8	3,8	100
	Ene.	n	-	17	-	3	-	2	22
		%	-	77,3	-	13,6	-	9,1	100
<b>Total Periodo</b>		n	5	51	14	27	3	8	108
		%	4,6	47,2	13,0	25,0	2,8	7,4	100
Febrero- Abril	Feb.	n	6	129	-	36	-	-	171
		%	3,5	75,4	-	21,1	-	-	100
	Mar.	n	-	129	1	19	-	4	153
		%	-	84,3	0,7	12,4	-	2,6	100
	Abr.	n	1	3	-	1	-	-	5
		%	20,0	60,0	-	20,0	-	-	100
<b>Total Periodo</b>		n	7	261	1	56	-	4	329
		%	2,1	79,3	0,3	17,0	-	1,3	100
<b>TOTAL</b>		n	61	343	32	139	12	34	621
		%	9,8	55,2	5,2	22,4	1,9	5,5	100

Tabla 1. Número (n) y porcentaje (%) de garzas presentes en los hábitats estudiados en el río Ebro durante 1993-94 en los distintos periodos. G: gravera, C: cortado, V: vegetación palustre, S: soto, E: escollera y R: cauce.

*Table 1. Number (n) and percentage (%) of herons in each studied habitat along the River Ebro in 1993-94 during the three study periods (Oct-Nov; Dec-Jan; Feb-Apr). G: gravel bank; C: sheer bank; V: marsh vegetation; S: riparian woodland; E: groyne; and R: river*

ciendo la utilización de los cortados próximos (Lekuona & Campos 1996). Posteriormente durante febrero (paso prenupcial) el número de aves presentes en los cortados fue muy superior al observado en los meses anteriores, si bien el nivel del cauce fue inferior.

Hacia primeros de marzo la población de garzas disminuyó de forma notable, la proporción de jóvenes aumentó hasta llegar a ser mayoritarios durante el mes de abril, abandonando definitivamente el área

de estudio a finales de ese mes. Este retraso en abandonar la zona provoca que los jóvenes sean los últimos en llegar a las colonias de reproducción, donde los adultos ya habrán ocupado las mejores zonas de cría y alimentación con las desventajas que esto supone (Marion 1980, 1984).

En el área de estudio el número de garzas jóvenes estuvo correlacionado negativamente con las bajas temperaturas. Posiblemente este hecho sea debido a: 1) un menor tamaño corporal de los jóvenes, que

Estación	Índice	Cauce	Gravera	Soto	Veg. palustre	Escollera	Cortado
Septiembre	I	0,52	0,56	0,08	0,29	0,19	0,20
-Octubre	S	4,1*	28,1***	0,21	2,10	0,063	1,24
Noviembre	I	0,67	0,24	0,17	0,44	0,08	0,62
-Enero	S	4,3*	0,44	0,61	6,00*	0,04	49,5***
Febrero	I	0,93	0,56	0,35	0,89	1,00	0,75
-Abril	S	10,4**	2,61	3,21	3,60	3,34	493,3***

Tabla 2. Valores de los índices de Ivlev (I) y Savage (S) en los seis hábitats y en los tres periodos de estudio en 1993-94. Nivel de significación: \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$  y \*\*\*  $p < 0,001$ .

Table 2. Savage (S) and Ivlev (I) Index values in the six different habitats (cauce: river; gravera: gravel bank; soto: riparian woodland; veg. palustre: marsh vegetation; escollera: groyne; and cortado: sheer bank) during the three study periods (Sept-Oct, Nov-Jan, Feb-Apr) in 1993-94. Significance level: \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$  and \*\*\*  $p < 0,001$ .

les resulta en una peor adaptación a las bajas temperaturas (Lebreton 1968) en comparación con los adultos. Por ello los jóvenes se dirigirían más al sur buscando condiciones climáticas más benignas, y 2) la dominancia social de las garzas adultas sobre las jóvenes (Lekuona 1997), lo que obligaría a estas últimas a buscar zonas de invernada con una menor presencia de adultos.

La selección negativa del cauce, podría estar relacionada con el nivel del agua y su temperatura, y la distribución de los peces. Estos dos factores pueden afectar a la distribución de las garzas. Cuando el nivel del agua es superior a 40 cm a las garzas les resulta imposible capturar a sus

presas (Lekuona & Campos 1997b). El descenso de la temperatura produce cambios en la disponibilidad de los peces, de forma que estos se localizan principalmente en zonas profundas del cauce, donde las garzas no pueden alcanzarlos (Fahy 1985, Holcik 1989, Winfield & Nelson 1991).

La utilización de los cortados podría tener dos razones: En primer lugar una justificación energética, puesto que todos ellos tienen orientación SE lo que les proporciona una alta insolación y protección frente a la dirección dominante del viento. Además, en los cortados las garzas se localizaban en las zonas con mayor grado de insolación y mayor protección frente al vien-

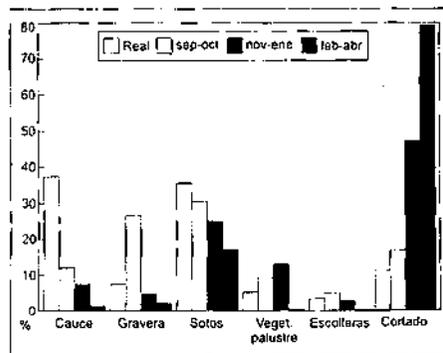


Fig. 3. Selección de hábitat (en porcentajes) por parte de la Garza en el río Ebro en el periodo no reproductor de 1993-94. Los datos son porcentajes. Barra blanca: disponibilidad de cada hábitat en cuanto a porcentaje de superficie total.

Fig. 3. Habitat selection (in percentage) by Grey Herons along the River Ebro during the non-breeding period, 1993-94. White bar: habitat availability, comparing the percentage of each habitat in relation to the total area.

Periodo	Parámetro	Hábitat						
		Cortado	Cortado protegido	Cauce	Veget. palustre	Escollera	Gravera	Soto
Septiembre- Octubre	T (°C)	16,1±1,5 (35)	18,9±2,3 (43)	17,3±1,6 (40)	18,2±1,5 (38)	18,8±1,6 (35)	17,5±1,7 (42)	18,4±2,5 (33)
	V (m/s)	6,6±1,3 (29)	2,3±0,8 (54)	4,7±1,5 (42)	1,9±0,7 (42)	5,7±1,0 (35)	4,9±1,1 (40)	1,7±0,8 (33)
Noviembre- Enero	T (°C)	11,1±1,4 (41)	12,6±1,4 (50)	13,0±1,1 (54)	10,6±1,5 (40)	11,6±1,8 (39)	12,7±1,3 (55)	12,6±1,3 (35)
	V (m/s)	7,6±0,8 (30)	2,8±0,6 (50)	4,6±1,2 (38)	1,9±0,5 (53)	6,5±0,9 (41)	4,5±0,8 (47)	1,8±0,6 (58)
Febrero- Abril	T (°C)	14,6±1,0 (49)	16,8±1,3 (40)	16,4±1,1 (41)	18,6±1,2 (44)	18,3±1,3 (35)	18,2±1,4 (52)	17,3±1,2 (39)
	V (m/s)	4,9±0,7 (39)	2,0±0,7 (57)	3,76±0,7 (45)	1,9±0,6 (47)	4,8±0,8 (45)	3,8±0,5 (46)	1,6±0,5 (49)

Tabla 3. Parámetros meteorológicos estudiados (temperatura: T (°C) y velocidad del viento: V (m/s)) en los hábitats próximos al río Ebro (cortado, cortado protegido del viento, cauce, vegetación palustre, escollera, gravera y soto de ribera) en los tres periodos de estudio. Los datos se indican como media±desviación típica y entre paréntesis el tamaño de muestra (n).

*Table 3. Meteorological parameters (T: temperature (°C); V: wind speed (m/s)) in the studied habitats along the River Ebro (sheer bank; wind-sheltered sheer bank; river; marsh vegetation; groyne; gravel bank; and riparian woodland) during each study period. Data are presented as average±standard deviation; sample size (n) appears in brackets.*

to (obs. per). En estas condiciones las garzas obtendrían un mayor beneficio al minimizar sus pérdidas energéticas.

En segundo lugar, en la zona de estudio se ha comprobado un aumento en la tendencia a la agregación de esta especie en los posaderos diurnos a medida que avanza el periodo no-reproductor, localizándose los grupos de mayor tamaño en los cortados (Lekuona & Campos 1996). Este hecho posiblemente está relacionado con la formación de bandos para regresar a las colonias de cría.\*

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Gobierno de Navarra la beca en 1993 para la realización

de este trabajo y a Javier Zaiva su ayuda en el trabajo de campo. Daniel Oro y un revisor anónimo realizaron valiosos comentarios que ayudaron a mejorar el manuscrito original.

## RESUM

*Selecció de llocs de descans del Bernat Pescaire Ardea cinerea durant el període no reproductor al riu Ebre (Navarra, N d'Espanya)*

*Es va estudiar l'estructura d'edats de la població hivernant, els efectes del nivell de l'aigua i d'altres variables mediambientals en la en la distribució dels ocells i l'ús i selecció dels llocs de descans del Bernat Pescaire Ardea cinerea al riu Ebre fora de*

l'època de nidificació. Els ocells van utilitzar sis habitats diferents: riu, gravera, bosc de ribera, canyissars, escolleres (pedres grans col·locades a la riba) i tallats (talussos abruptes a la riba). La població hivernant va estar composta principalment per joves des de setembre a octubre i des de març a abril, mentre que els ocells adults van predominar des de novembre a febrer. El nombre total de bernats pescaires va experimentar dues concentracions màximes, aparentment a causa dels moviments migratoris, abans i després de la cria. Es van trobar canvis en l'ús i selecció dels llocs de descans. Els més utilitzats durant setembre i octubre foren les graveres i boscos de ribera i des de febrer a abril van ser els tallats. Les graveres varen ser seleccionades positivament com a zones de descans pels bernats entre setembre i octubre i els tallats des de novembre a l'abril. En general, el riu va ser seleccionat negativament. Al riu Ebre, la velocitat del vent sembla que influeix tant en la distribució dels bernats com en la selecció dels llocs de descans.

## BIBLIOGRAFÍA

ATIENZA, J.C. 1994. La utilización de los índices en el estudio de la selección de recursos. *Ardeola* 41: 173-176.

BIRKHEAD, T.R. 1973. A winter roost of Grey Herons. *British Birds* 66: 147-156.

CAMPOS, F. & FERNÁNDEZ-CRUZ, M. 1991. The breeding biology of the Grey Heron (*Ardea cinerea*) in the Duero River Basin in Spain. *Colonial Waterbirds* 14: 57-60.

COOK, D.C. 1978. Grey Herons (*Ardea cinerea*) holding feeding territories on the Ythan Estuary. *Bird Study* 25: 11-16.

DRAULANS, D., & VAN VESSEM, J. 1986. Communal roosting in Grey Herons

(*Ardea cinerea*) in Belgium. *Colonial Waterbirds* 9: 18-24.

FAHY, E. 1985. Cyclical fluctuations in the abundance of trout *Salmo trutta* L. *Archiv für Hydrobiologie* 3: 404-428.

FERNÁNDEZ-CRUZ, M. 1975. Revisión de las actuales colonias de Ardeidas en España. *Ardeola* 21: 65-126.

FERNÁNDEZ-CRUZ, M, FERNÁNDEZ-ALCÁZAR, G., CAMPOS, F. & DIAS, P.C. 1992. Colonies of Ardeids in Spain and Portugal. *IWRB Special Publication* 20: 76-78

HOLCÍK, J. 1989. *The freshwater fishes of Europe*. Vol. 1. Part II. Wiesbaden: AULA-Verlag.

IVLEV, V.S. 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. New Haven: Yale University Press.

LEBRETON, J.D. 1968. Réflexions d'ordre écologique concernant les hérons. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 4: 17-23.

LEKUONA, J.M. 1997. *Importancia de las aves ictiófagas: Cormorán Grande Phalacrocorax carbo y Garza Real Ardea cinerea en el norte de España y suroeste de Francia*. Tesis Doctoral. Universidad de Navarra.

LEKUONA, J.M., & CAMPOS, F. 1995. Censo invernal de aves ictiófagas: Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo*), Garza Real (*Ardea cinerea*) y Gaviota Reidora (*Larus ridibundus*) en la piscifactoría de Yesa (1994-95). *Anuario Ornitológico de Navarra* 1: 17-26.

LEKUONA, J.M., & CAMPOS, F. 1996. Seasonal dynamics of Grey Herons on a large river in Spain. *Colonial Waterbirds* 19: 214-219.

LEKUONA, J.M. & CAMPOS, F. 1997a. Evolución interanual de la población invernante de Garza Real *Ardea cinerea* en Navarra (Norte de España). *Ardeola* 44: 93-99.

LEKUONA, J.M. & CAMPOS, F. 1997b. Composición de la dieta y comportamiento trófico de la Garza Real *Ardea cinerea* y de la Garza Imperial *Ardea purpurea* en el río Aragón durante la época reproductora. *Anuario Ornitológico de Navarra* 3: 21-28.

MANLY, B.F.J., McDONALD, L.L. & THOMAS, D.L. 1993. *Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies*. London: Chapman & Hall.

MARION, L. 1980. Dynamique d'une population de hérons cendres (*Ardea cinerea*): exemple de la plus grande colonie

d'Europe, le lac de Grand-Lieu. *L'Oiseau et R.F.O.* 50: 219-261.

MARION, L. 1984. Mise en évidence par biotélémetrie de territoires alimentaires individuels chez un oiseau colonial, le Héron cendré (*Ardea cinerea*). Mécanisme de répartition des effectifs des colonies des Hérons. *L'Oiseau et R.F.O.* 54: 1-78.

SAVAGE, R.E. 1931. *The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters*. Fishery Investigation, Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, Series 2, 12: 1-88.

WINFIELD, I.J. & NELSON, J.S. 1991. *Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation*. Fish and Fisheries Series 3. London: Chapman & Hall.